云 南 植 物 研 究 1992; 14 (2): 169—178
Acta Botanica Yunnanica

双子叶植物中的光敏种子及其生物学特征*

任祝三

(中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要 本文报道了 43 科 84 属的双子叶植物种子具有光敏性休眠。多数光敏种子是小粒型的，种子结构类型以 B 型（直型胚）和 C 型（弯形胚）为主，分别占 45%和 20%。光敏种子通常有一层半透性膜质内种皮。风、水和钩附式是光敏种子的主要传播方式。光敏性种子休眠主要存在于草本植物中，其中石竹亚纲、菊亚纲、唇形亚纲拥有光敏种子的比例最高，分别是 37%，23%和 26%。在塔赫他间系统中光敏种子分布于每一亚纲中，其中木兰亚纲拥有的光敏种子最少，仅有 4.8%。根据光敏种子在植物系统中的分布状况，可以认为它是一种较进化的休眠类型。光敏性休眠更完善了草本植物种子结构和传播方式，因此增加了草本植物在自然界的竞争力。

关键词 双子叶植物；光敏种子；生物学特征

LIGHT SENSITIVE SEEDS IN DICOTYLEDONS AND THEIR BIOLOGICAL CHARACTERS

REN Zhu-San

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica,* Kunming 650204)

Abstract This paper reported the light sensitive seeds (LS seed) in 43 families, 84 genera. The morphological charaters of LS seeds, seed dispersal type, plant growth behavious and distribution in dicotyledon plant system are discussed.

LS seed is very small. 44.7% of LS seeds is B type of seed morphology and 20% is C type, usually LS seed has a semi-permible membrane inner seedcoat. Endosperm doesn't correlate with LS dormancy, 58.8% of LS seeds has endosperm and 41.2% hasn't. Anemochore, hydrochore and epizoochore is main types of seed dispersal in light sensitive seeds. Thereare a lot of LS seeds in herbaceous plants. In Takhtajan dicotyledon system LS seeds mainly distribute in Caryophyllidae, Asteridae and Lamidae, 37%, 23% and 26% of families own LS seeds respectively in these subclasses, only 4.8% of families in Magnoliidae have LS seeds. According the distribution of LS seeds in plant system and the ecological affects, we sugested that light sensitive dormancy was a more developed seed dormant type. LS dormancy

1991年1月收稿，同年4月定稿。
* 国家自然科学基金资助项目。

perfected the function of mass small seeds and dispersal, so it increased the competitive ability of plant.

Key words Light sensitive seeds; Dicotyledon; Biological characters

种子休眠作为一种保护性机制增强了植物对不良环境条件的抵御能力，在植物进化中具有不可忽视的作用[1]。在被子植物中存在4种种子休眠类型：(1) 胚休眠；(2) 种子含抑制剂；(3) 光敏性休眠；(4) 种皮不透性。光敏性休眠的机理和生态作用已有详细的报道[2, 3]，然而对于光敏种子的形态特征，种子传播方式，植物生长习性以及光敏种子在植物系统中的分布状况则很少有报道。作者根据多年来对84属光敏种子的试验结果，对上述关系作一初步的分析，以拓宽对光敏种子的认识。为植物引种驯化、种质资源保护和野生植物资源开发等工作提供依据。

材料与方法

大部分种子多年来陆续采自云南各地，部分种子引自国外。

种子的清洗与贮藏 鲜果一般先堆积使其果皮软化，水洗，去掉果皮后再清洗种子。洗净的种子在室内阴凉处摊开，避免阳光照射。如是蒴果就直接在室内晾干，抖出种子后装袋。所有的种子都装在纸袋内，贮藏于5℃的冰箱内。

发芽试验 (1) 光照发芽试验，每天光照10小时，光强1500lx，有两支40W的荧光灯提供光源。(2) 黑暗发芽试验，种子置于完全黑暗的培养箱内。每种发芽试验都设有3个发芽温度，20°，25°，30℃。每一处理均设3个重复，每一重复有25—50粒种子，放在一个直径6 cm的玻璃培养皿内，下垫一张滤纸。光照处理14天后种子转入黑暗的培养箱内。全部操作均在3W的绿色安全灯下进行。

红光-远红光处理 对于部分光敏种子进行了红光-远红光可逆反应试验。以检验发芽试验的结果。方法见文献[4]。

种子大小，植物生长习性，种子形态特征以及种子的散播方式等数据是通过观察本所的植物标本和查阅有关文献[5, 6]得到的。

根据种子的长度来划分，长度小于2.5 mm的为小粒种子；在2.5—10 mm的为中粒种子；大于10 mm的为大粒种子。

根据Atwater的种子类型分类法[7]，我们把光敏种子分成5类。A. 种子有未分化的胚；B. 种子有圆柱形的胚；C. 种子有弯曲的胚；D. 种皮纤维质，内有一层半透性膜质内种皮；E. 种皮木质，内有一层半透性膜质内种皮。

本文中的种子是一个广义的种子概念，包含了象菊科的瘦果等果实。

文中的数值都是按拥有光敏种子的科、属数目统计而得的。

结果与讨论

发芽试验结果（表1，按哈钦松双子叶植物系统排列）表明在43科84属的双子叶植物中有光敏种子。其中82属植物种子有需光性休眠，2属植物种子有忌光性休眠，可见在双子叶植物中需光性休眠占光敏种子的绝大多数。结合文献[7, 8]报道的结果，

通过表 1 及表 2 我们可以更全面地确认，共有 68 科 265 属中有光敏种子，忌光性休眠的有 15 属，仅占 5.6%。它们主要分布在葫芦科、沼泽草科、田基麻科之中。忌光性休眠与需光性休眠在本质上都受光敏素的调控，区别在于忌光性休眠的种子在吸胀后 P_{fr} 的含量已很高，足以使种子发芽。再受到光照时，由于光谱中存在的部分远红光，反而使 $P_{fr}/P_{r\ total}$ 的比率下降，发芽再度受到抑制[2]。忌光性休眠主要存在于荫生植物或是苗期喜荫的植物之中。

表 1. 光敏种子的生物学特性及其传播方式

Table 1. The biological characters and the dispersal type of light sensitive seeds in dicotyledons

科 Family	属 Genus	生物学特征* Biological characters				传播类型 Type of dispersal
蔷薇科	Rosaceae					
草莓属	*Fragaria*	+	S	En	H	钩附式
水杨梅属	*Geum*	+	S	En	H	风、钩附式
委陵菜属	*Potentilla*	+	S	En	H	
山梅花科	Philadelphaceae					
溲疏属	*Deutzia*	+	S	Be	W	风
山梅花属	*Philadelphus*	+	S	Be	W	风
水青树科	Tetracentraceae					
水青树属	*Tetracentron*	+	S	Ae	W	风
杨柳科	Salicaceae					
柳　属	*Salix*	+	S	Bn	W	风、水、钩附式
桦木科	Betulaceae					
桤　属	*Alnus*	+	S—M	Bn	W	风、水
桦木属	*Betula*	+	S	Bn	W	风、鸟
荨麻科	Urticaceae					
苎麻属	*Boehmeria*	+	S	Be	W	钩附式
荨麻属	*Urtica*	+	S	Be	H	
白花菜科	Capparidaceae					
白花菜属	*Cleome*	+	S	Cn	H	风、钩附式
柽柳科	Tamaricaceae					
水柏枝属	*Myricaria*	+	S	Bn	W	风
柽柳属	*Tamarix*	+	S	Bn	W	风、水
葫芦科	Cucurbitaceae					
南瓜属	*Cucumis*	−	L	En	H	水
秋海棠科	Begoniaceae					
秋海棠属	*Begonia*	+	S	Be	H	水、虫
大戟科	Euphorbiaceae					
大戟属	*Euphorbia*	+	S	Ce	H	

续 表1

科 Family	属 Genus	生物学特征* Biological characters				传播类型 Type of dispersal
杜鹃花科	Ericaceae					
白珠树属	*Gaultheria*	+	S	Be	W	风、鸟
	Kalmia	+	S	Be	W	风、鸟
马醉木属	*Pieris*	+	S	Be	W	风、钩附式
杜鹃花属	*Rhododendron*	+	S	Be	W	风、鸟
乌饭树科	Vacciniaceae					
乌饭树属	*Vaccinium*	+	S	Be	W	
金丝桃科	Hypericaceae					
金丝桃属	*Hypericum*	+	S	Be	H.W	风、水、钩附
桃金娘科	Myrtaceae					
桉 属	*Eucalyptus*	+	S	Cn	W	风
紫葳科	Bignoniaceae					
梓 属	*Catalpa*	+	M	Bn	W	风
马鞭草科	Verbenaceae					
马鞭草属	*Verbena*	+	S	Bn	H	水、钩附式
铁筷子科	Helleboraceae					
耧斗菜属	*Aquiulegia*	+	S	Ae	H	
翠雀属	*Delphinium*	+	S	Ae	H	
黑种草属	*Nigella*	+	S	Ae	H	
毛茛科	Ranunculaceae					
毛茛属	*Ranunculus*	+	S	Ae	H	
罂粟科	Papaveraceae					
罂粟属	*Papavea*	+	S	Ae	H	
十字花科	Cruciferae					
芸苔属	*Brassica*	+	S	Cn	H	蚁、松鼠等动物
独行菜属	*Lepidium*	+	S	Cn	H	水、风
石竹科	Caryophyllaceae					
石竹属	*Dianthus*	+	S	Ce	H	
丝石竹属	*Gypsophila*	+	S	Ce	H	
繁缕属	*Stellaria*	+	S	Ce	H	风、钩附式
马齿苋科	Portulacaceae					
土人参属	*Talinum*	+	S	Ce	H	
蓼 科	Polygonaceae					
荞麦属	*Fagopyrum*	+	S	Ce	H	鸟、鹿

续　表1

科 Family	属 Genus	生物学特征* Biological characters				传播类型 Type of dispersal
蓼　属	*Polygonum*	+	S	Ce	H.W	钩附式、水
大黄属	*Rheum*	+	S—M	Ce	H	钩附式、风
酸模属	*Rumex*	+	S	Ce	H	钩附式、水、风
藜　科	Chenopodiaceae					
藜　属	*Chenopodium*	+	S	Ce	H	
苋　科	Amaranthaceae					
牛膝属	*Achyranthes*	+	S	Ce	H	
苋　属	*Amaranthus*	+	S	Ce	H	风、钩附式、蚁
青葙属	*Celosia*	+	S	Ce	H	
柳叶菜科	Onagraceae					
柳叶菜属	*Epilobium*	+	S	Bn	H	风、钩附式、水
倒挂金钟属	*Fuchsia*	+	S	Bn	H	
月见草属	*Oenothera*	+	S	En	H	
龙胆科	Gentianaceae					
喉毛花属	*Comastoma*	+	S	Be	H	风、水、钩附式
龙胆属	*Gentiana*	+	S	Be	H	风、水、钩附式
扁蕾属	*Gentianopsis*	+	S	Be	H	风、水、钩附式
獐芽菜属	*Swertia*	+	S	Be	H	风、水、钩附式
车前科	Plantaginaceae					
车前属	*Plantago*	+	S	Be	H	风、钩附式
景天科	Crassulaceae					
景天属	*Sedum*	+	S	Be	H	
虎儿草科	Saxifragaceae					
虎儿草属	*Saxifraga*	+	S	Be	H	水、钩附式
伞形科	Umbelliferae					
当归属	*Angelica*	+	M	Ae	H	风、水
败酱科	Valerianaceae					
败酱属	*Patrinia*	+	S—M	Bn	H	风
川续断科	Dipsacaceae					
川续断属	*Dipsacus*	+	M	Be	H	
桔梗科	Campanulaceae					
风铃草属	*Campanula*	+	S	Be	H	水、钩附式
半边莲科	Lobeliaceae					
半边莲属	*Lobelia*	+	S	Be	H	鸟、钩附式
菊　科	Compositae					

续 表1

科 Family	属 Genus	生物学特征* Biological characters				传播类型 Type of dispersal
紫菀属	*Aster*	+	S	Dn	H	钩附式、水
鬼针草属	*Bidens*	+	M	Dn	H	
翠菊属	*Callistephus*	+	M	Dn	H	钩附式、风
菊苣属	*Cichorium*	+	M	Dn	H	
蓟　属	*Cirsium*	+	M	Dn	H	
金鸡菊属	*Coreopsis*	+	S	Dn	H	
莴苣属	*Lactuca*	+	S	Dn	H	钩附式
千里光属	*Senecio*	+	S	Dn	H	钩附式、风
万寿菊属	*Tagetes*	+	M	Dn	H	风、水
蒲公英属	*Taraxacum*	+	S	Dn	H	风、水、钩附式
茄　科	Solanaceae					
颠茄属	*Atropa*	+	S	Ce	H	
烟草属	*Nicotiana*	+	S	Be	H	
碧冬茄属	*Petunia*	+	S	Be	H	虫
酸浆属	*Physalis*	+	S	Ce	H	
茄　属	*Solanum*	+	S	Ce	H	
玄参科	Scrophulariaceae					
毛地黄属	*Digitalis*	+	S	Be	H	
鞭打绣球属	*Hemiphragma*	+	S	Be	H	
玄参属	*Scrophularia*	+	S	Be	H	风
毛蕊花属	*Verbascum*	+	S	Be	H	
苦苣苔科	Gesneriaceae					
大岩桐属	*Sinnigia*	+	S	Be	H	
沼泽草科	Limnanthaceae					
沼泽草属	*Limnanthes*	−	M	Bn	H	
风仙花科	Balsaminaceae					
风仙花属	*Impatiens*	+	S	En	H	水、弹射
唇形科	Labiatae					
香薷属	*Elsholtzia*	+	S	En	H	
风轮菜属	*Clinopodium*	+	S	En	H	
夏枯草属	*Prumella*	+	S	En	H	钩附式、水

* +: 光促进发芽 Light promote germination; −: 光抑制发芽 Light inhibit germination; S: 小粒种子 small seed; M: 中粒种子 middle size seed; L: 大粒种子 large seed; A.B.C.D.E: 种子的形态类型 type of seed morphology; H: 草本植物 Herbaceous plant; W: 木本植物 woody plant; e: 有胚乳的 with endosperm; n: 无胚乳的 without endosperm

表 2.　其它有光敏种子的双子叶植物科和种子生物学特征及传播方式 [2, 3, 7, 8]

Table 2　Other families which have light sensitive seeds and seed biological characters and seed dispersal type

科	Family	属数 No. of Genus	生物学特征 Biological characters				传播方式 dispersal type
木麻黄科	Casuarinaceae	1	+	M	B	W	风、水
桑　科	Moraceae	1	+	S	C	W	动物传播
半日花科	Cistaceae	1	+	S	C	H	蚁
泉水草科	Byblidaceae	1	+	S	B	H	
白花菜科	Capparidaceae	1	+	M	C	W	
堇菜科	Violaceae	1	+	S		H	
葫芦科	Cucurbitaceae	3	+	L	E	H	水
仙人掌科	Cactaceae	5	+	S	C	H	水、动物、钩附
木棉科	Bombacaceae	1	+	L	C	W	动物传播
蒺藜科	Zygophyllaceae	1	+			H	
大戟科	Euphorbiaceae	3	+	S—M	B	W.H	动物传播
杜鹃花科	Ericaceae	1	+	S	B	W	风、水、钩附
桃金娘科	Myrtaceae	1	+	L	C	W	鸟、钩附
桑寄生科	Loranthaceae	3	+	S—M	B	W	鸟
山榄科	Spotaceae	2	+	L		W	动物传播
芸香科	Rutaceae	2	+	S—M	B	H.W	弹射
无患子科	Sapindaceae	2	+	L		W	动物传播
茜草科	Rubiaceae	5	+.−	S—L	C	H.W	钩附
马鞭草科	Verbenaceae	1	+	S		W	钩附、水
铁筷子科	Helleboraceae	1	−	S	A	H	
马兜铃科	Aristorochiacea	1	−	M		H	
胡椒科	Piperaceae	1	+	S		W	
罂粟科	Papaveraceae	3	+	S	A	H	
十字花科	Cruciferae	19	+	S	C	H	风、水、蚁
石竹科	Caryophyllaceae	7	+	S	C	H	钩附、风、水
粟米草科	Molluginaceae	1	+	S	C	H	
马齿苋科	Portulacaceae	1	+	S	C	H	钩附、水
藜　科	Chenopodiaceae	3	+	S	C	H	钩附、风、水
苋　科	Amaranthaceae	2	+	S	C	H	
千屈菜科	Lythraceae	1	+	S	B	H	水、钩附
柳叶菜科	Onagraceae	1	+	S	E	H.W	
龙胆科	Gentianaceae	1	+	S	B	H	风、钩附
莕菜科	Menyanthaceae	1	+	S		H	
报春花科	Primulaceae	1	+	S	B	H	钩附
景天科	Crassulaceae	4	+	S	B	H	水、风
虎耳草科	Saxifragaceae	4	+	S	B	H	水、风

续 表2

科	Family	属数 No. of Genus	生物学特征 Biological characters				传播方式 dispersal type
梅花草科	Parnassiaceae	1	+	S		H	
伞形科	Umbelliferae	8	+.−	S—M	A.B	H	风、水、钩附
败酱科	Valerianaceae	1	+	S—M	B	H	
桔梗科	Campanulaceae	3	+	S	B	H	
菊　科	Compositae	36	+	S—M	F	H	钩附、风、水、蚁
茄　科	Solanaceae	6	+	S	B	H.W	
玄参科	Scrophulariaceae	11	+	S	B	H.W	风、蚁、钩附
爵床科	Acanthaceae	1	+	S		H	
苦苣苔科	Gesneriacaea	1	+	S	B	H	
花葱科	Polemoniaceae	2	+	S	B	H	钩附
田基麻科	Hydrophyllaceae	3	−	S	E	H	
紫草科	Boraginaceae	4	+	S—M	E	H	钩附、蚁
唇形科	Labiatae	16	+	S	E	H	钩附、风、水、蚁

表内的代号同表1。

小粒种子在光敏种子中占绝大多数。这一现象是与光敏性休眠的生态作用相一致的。小粒种子由于体积有限，仅能贮藏少量的营养物质，因而产生的幼苗都比较细小，对环境的抵抗力与其它幼苗的竞争力都很弱。光敏性休眠恰好弥补了小粒种子这一不足，在自然条件下使光敏种子能够在适宜的生态环境中萌发，尽早进行光合作用从而提高了成苗率。这极有利于提高物种的繁衍能力。

供试的84属种子中，种子类型属于A型的有6属，占7%，主要在水青树科和毛茛科之中。属于B型的有38属，占44.7%。C型种子有17属，占20%，D型种子有10属，全部属于菊科，占11.7%，E型种子有8属，占9.4%。其中以B型种子最多，其次是C型种子。在我们的发芽试验中，尚未出现真正硬实种子具有光敏性休眠的，这里有二种可能性：一是我们还没有发现种皮不透性与光敏性休眠混合的休眠类型，二是种皮不透性与光敏性休眠在生理上是不能兼容的。胚乳的有无与光敏性休眠没有多大相关，在供试的84属种子中有49属种子有胚乳，占58.8%；另外35属种子无胚乳，占41.2%。

如同小粒种子在光敏种子中占绝大多数的情况一样，光敏种子主要为草本植物，计67个属，占78.8%，木本植物18属，占21.2%。草本植物往往处于植物群落的下层，由于植物的互相遮蔽，光照是草本植物的一个限制条件，光敏性休眠有助于选择有光照的地点发芽，从而帮助植物找到有利的生长地点，最终使有光敏性休眠的草本植物在竞争中占有优越。

光敏种子的散布方式以风、水和钩附式为主，我们共收集51属种子散布的资料[5]，其中能被风散布的有34属，能被水散布的有23属，钩附于动物皮毛而被散布

的钩附式有 29 属，能被蚂蚁或昆虫散布的有 3 属，以自身弹射出去的仅 1 属，其中不少属同时兼有数种不同的散布方式，这也是我们的统计累计数大于 51 属的原因。在表 2 中也附有这方面的资料，结果与我们的结论是相一致的。种子散布的有效性取决于三个最重要的因素 (1) 种子的数量、大小和它们的繁殖频率；(2) 种子发芽和成功地形成新植株的能力；(3) 种子传播的方式。光敏种子的传播方式有助于种子的长距离扩散，可增加物种的分布范围，适于生存发展。种子的光敏性休眠又十分有效地弥补了小粒种子结构上的不足，通过让种子具有识别光照条件，来提高种子的成苗率，从而进一步完善了草本植物与生存环境的竞争能力。小粒种子，远距离随机的散布方式与光敏性休眠的结合是物种休眠类型与种子散布方式的共同进化的结果。

我们把有光敏种子的科置于塔赫他间的植物系统中 (图 1)，可以发现光敏种子在每一亚纲中都有。它们主要分布在石竹亚纲，占 37% (科，下同)；唇形亚纲，占 26%；菊亚纲，占 23%。其次是五椏果亚纲，占 17%；毛茛亚纲，占 15.4%；金缕梅亚纲，占 14.3%；蔷薇亚纲，占 10%。含光敏种子最少的是木兰亚纲，只有 2 科，占 4.8%。从上述统计可见光敏种子主要分布在进化程度较高的，似以草本植物类群为主的。看来，种子光敏性休眠可能是一种进化程度较高的休眠类型。

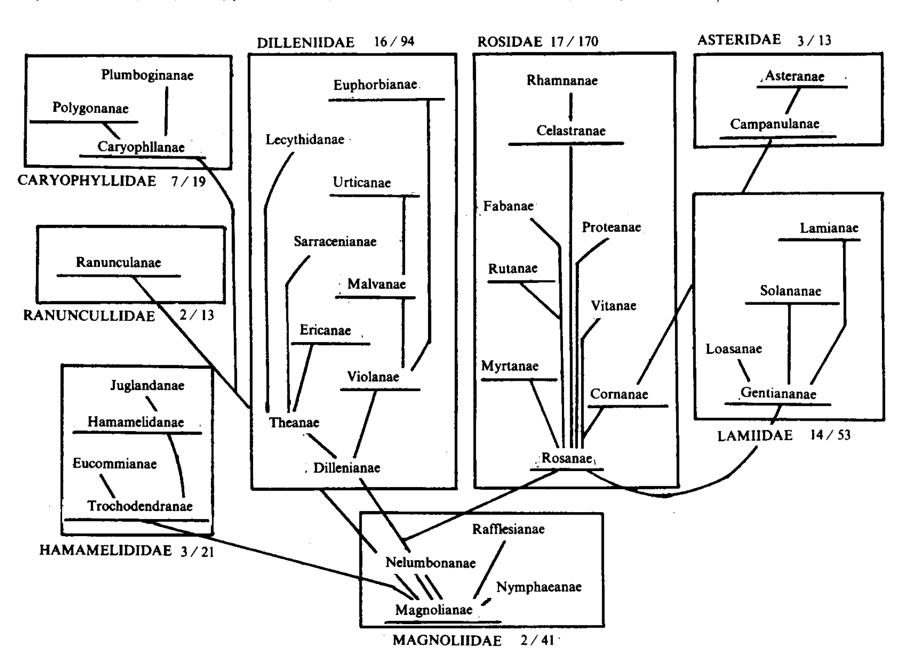


图 1　光敏种子在双子叶植物系统 (A.Takhtajan, 1987 [9]) 中的分布

2/41：有光敏种子的科数/科的总数；——：有光敏种子的超目

Fig.1　The distribution of light sensitive seed in dicotyledon plant system (A.Takhtajan, 1987)

2/4: the number of families with light sensitive seed / total families number; ——: the superorder with light sensitive seed

大量光敏种子存在于进化程度较高的草本植物类群之中绝非偶然，必然有其内在的联系。与种子光敏性休眠有重要关系的因素是小粒种子，远距离传播和存在于进化的植

物类群之中。我们认为，产生大量而细小的种子以及适合于远距离传播的种子散布方式是进化的草本植物的竞争优势，光敏性休眠弥补了小粒种子在结构上的不足，从而进一步完善了小粒种子的功能，凡获得光敏性休眠的小粒种子，该类群的植物在竞争中就会得到优先发展的进化趋势。这也许是光敏种子大量存在于进化类群中的一个原因。

综上所述，(1) 多数光敏种子是小粒种子，以B型、C型的种子结构为主。(2) 胚乳的有无与光敏性休眠无关。(3) 光敏种子以风、水、钩附式为主要散布方式。(4) 光敏种子主要存在于进化程度较高的石竹亚纲、菊亚纲、唇形亚纲之中，以草本植物为主。(5) 光敏性种子休眠是一种进化程度较高的休眠，它进一步完善了小粒种子结构上的不足而使获得光敏性休眠的物种在生物竞争中占有显然的优势。

致谢 本项工作得到武全安、俞绍文、岳中枢三位先生的帮助。方玉莲同志做了大量的实验工作。林国春同志提供了种子。

参考文献

〔1〕 Abbott R J, Horrill J C, Noble G D G. Germination behaviour of the radiate and non-radiate morphs of groundsel, Senecio vulgaris L. *Heredity* 1988; **60**: 15—20

〔2〕 Bewley J D, Black M. Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin: Springer-Verlag, 1982: 126—294

〔3〕 傅家瑞. 种子生理. 北京: 科学出版社, 1985: 219—292

〔4〕 任祝三. 光与激素对于杜鹃花种子发芽的作用. 云南植物研究 1986; **8** (1): 73—80

〔5〕 Ridley H N. The Dispersal of plant throughout the world. 1930.

〔6〕 Goldbery A. Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons. Washington: Smith Sonian Institution Press, 1986: 29—308

〔7〕 Atwater B R. Germination, dormancy and morphology of the seed of herbaceous ornamental plants. *Seed Sci & Technol* 1980; **8**: 523—573

〔8〕 Carol C B, Jerry M B. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperature region. *Amer J Bot* 1988; **75** (2): 286—305

〔9〕 Takhtajan A. Systema Magnoliophytorum. Leninopoli Officina Editoria 《NAUKA》 Sectio Leninopolitana. 1987.